Écologie, t. 29 (4) 1998 : 535-546

RÉFLEXIONS SUR LES RELATIONS SOL - VÉGÉTATION : TROIS EXEMPLES DU JURA SUR MATÉRIEL ALLOCHTONE*

Elena HAVLICEK[1], Jean-Michel GOBAT & François GILLET

[1]*Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, Institut de botanique*
Rue Émile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Suisse.

SUMMARY
(original scientific paper)

REFLECTIONS ON RELATIONSHIPS BETWEEN VEGETATION AND SOILS: THREE EXAMPLES ON ALLOCHTONOUS MATERIAL IN THE JURA MOUNTAINS.
Study of spatial and temporal relations between soil and vegetation requires explicit identification of organization level of phyto-ecological systems. Three phytocoenoses, developed on soils formed by loess deposit over limestone bedrock, illustrate different relations, vertical and horizontal, between the elements of these systems.
Finally, the problem of the choice of an adequate temporal scale for the perception of vegetation and soil dynamics is assessed. Vegetation organization is the mirror of the soil organization, on either side of the level zero, represented by the litter, at the interface between soil and vegetation. Thus a symetrical process can be recognized but with a time scale with an order of magnitude 10 for the vegetation evolution.

KEY WORDS: Soil-vegetation relationships - Organization levels of phyto-ecological systems - Pedogenesis on loess - Synusial phytosociology - Duration of evolution.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'étude des relations spatiales et/ou temporelles qui unissent la végétation et les sols doit passer par une identification formelle des niveaux d'organisation des systèmes phyto-écologiques en relation avec ceux des sols. Dans le contexte des sols issus de limons allochtones sur roche calcaire, trois phytocénoses illustrent les différentes relations, tant verticales qu'horizontales, qui lient les éléments au sein du système.
Finalement, l'attention est portée sur les pas de temps respectifs nécessaires à l'évolution et/ou le renouvellement du sol et de la végétation, en considérant séparement les différents horizons pédologiques et strates végétales.

MOTS CLÉS : Relations sol-végétation - Niveaux d'organisation des systèmes phyto-écologiques - Pédogenèse sur loess - Phytosociologie synusiale - Temps d'évolution.

INTRODUCTION

La compréhension des relations spatiales et temporelles qui unissent le sol et la végétation est un des thèmes majeurs et des plus anciens de l'écologie végétale. D'innombrables cas concrets ont été décrits dans la littérature phytosociologique et écologique. Néanmoins, peu d'auteurs abordent clairement la pertinence de la perception des niveaux d'organisation de la végétation en relation avec ceux du sol. Ils décrivent globalement, de manière plus ou moins fonctionnelle, les correspondances entre types de sol et groupements végétaux, notamment sur des toposéquences schématisées. C'est le cas de BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926), BARTOLI & BURTIN (1979), GALLAND (1982), GOBAT *et al.* (1990) dans les Alpes, de RICHARD (1961), BÉGUIN (1972), BRUCKERT & GAIFFE (1980), GOBAT (1984), MICHALET (1980), GUENAT (1987) dans le Jura ou encore de BECKER (1971) ou THÉVOZ (1989) dans différents écosystèmes de plaine. L'importance de l'interaction entre le développement du sol et la dynamique de la végétation dans les successions primaires avait déjà été relevée par LEPART et ESCARRE (1983), citant notamment des travaux américains (CROCKER & MAJOR, 1955 ; CROCKER & DICKSON, 1957 ; ROBERTSON & VITOUSEK, 1981).

---

* Manuscrit reçu le 18 mars 1998 ; version révisée acceptée pour publication le 18 décembre 1998.

[1]Ce travail fait partie de la thèse de l'auteur principal. Adresse de contact : Francois. Gillet@bota. unine. ch

[2]À partir de matériaux végétaux et minéraux bruts, on estime à une ou quelques décennies la durée nécessaire à la formation des premiers complexes organo-minéraux stables (STREHLER, 1997).

Il apparaît, à la lecture de ces travaux (et d'autres qui n'ont pas été cités ci-dessus), que leurs auteurs n'abordent que rarement de manière explicite les différences d'échelle au sein d'une phytocénose. Ils discutent, par exemple, la relation qui unit un type de sol et une phytocénose forestière dans son ensemble, sans tenir compte de l'espace vital ni de l'inertie de réaction des différents organismes qui la composent ; pourtant les rhizosphères des mousses, des herbacées ou des arbres occupent des horizons pédologiques dont les caractéristiques physico-chimiques peuvent être très différentes. Une approche adaptée à chaque niveau d'organisation de la végétation s'avère indispensable.

En n'identifiant pas formellement les niveaux d'organisation des systèmes phyto-écologiques, certains auteurs ont été amenés à négliger les aspects temporels et spatiaux, confondant ainsi une zonation observée (toposéquence) avec une réelle succession (chronoséquence). Plusieurs auteurs ont d'ailleurs montré toute la difficulté à passer correctement d'une observation synchronique à une interprétation diachronique (BOURNERIAS, 1959 ; MARGALEFF, 1968 ; ALLIER & LACOSTE, 1981 ; LEPART & ESCARRE, 1983). La conception classique d'une évolution convergente pour la végétation (climax) et le sol (pédoclimax) dans un contexte climatique donné, inaugurée par le travail de BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926), est remise en question par de nombreuses études. Par exemple, GALLAND (1982) montre que le *Caricetum firmae*, pelouse alpine considérée classiquement comme un groupement pionnier, est en réalité remarquablement stable et installé sur un sol lithocalcique qui n'entretient aucune relation génétique avec les sols bruns plus profonds avoisinants. Lors d'une étude fine des relations entre le sol et la végétation du Chasseron (Jura vaudois), GOBAT *et al.* (1989) décrivent une mosaïque de sols liée à une microtopographie en creux et en bosses. Ces sols dépendent étroitement de leur substrat. Dans les creux, sur dépôt limoneux allochtone, ils évoluent dans une voie acide, alors que la pédogenèse des sols minces formés sur les buttes dépend d'une ambiance calcaire. Malgré la faible distance qui sépare ces deux types de sol (de l'ordre du mètre), leur origine différente exclut toute possibilité de relations temporelles entre eux et, par conséquent, entre les communautés végétales qu'ils supportent.

Enfin, il convient de se poser la question si le sol et la végétation sont réellement interdépendants du point de vue fonctionnel ou s'il s'agit d'une évolution convergente due à un facteur global climatique ou, éventuellement, à une intervention anthropique. S'il est nécessaire, dans un premier temps, d'envisager des liens de causalité linéaire dans les relations possibles entre sol et végétation, il est également indispensable de considérer par la suite le fonctionnement global de l'écosystème en s'attachant particulièrement aux rétroactions intervenant dans son évolution. Cette approche systémique, appliquée par GALLANDAT *et al.* (1995) aux pâturages boisés du Jura suisse, a mis par exemple en évidence l'effet d'assèchement du sol autour des arbres dans un contexte de sols à nappe perchée temporaire et, corollairement, l'évolution d'une végétation à tendance hygrophile du pâturage ouvert vers un groupement sur sol plus sec, sous les arbres. Les résultats de ce type d'approche permettent de prédire l'évolution du système observé dans une optique de gestion.

En résumé, ces différents travaux mettent tous en évidence la difficulté qu'il y a de choisir correctement les niveaux d'organisation à comparer entre le sol et la végétation, ainsi que la nécessité d'études fines mettant en évidence des situations-types, comme le montrent LEPART & ESCARRE (1983) : "Nos connaissances sur la succession végétale ne sont pas toujours très fiables et comportent de sérieuses lacunes. Ainsi, les critères utilisés pour reconstituer des séries dynamiques sont en général très intuitifs et ne se fondent souvent que sur l'analyse de la physionomie de la végétation (...). Dans ces conditions, il semble nécessaire de conduire des études descriptives détaillées (synchroniques ou diachroniques) ; elles devraient aider à démêler ce qui est du ressort de l'observation de ce qui est du ressort de l'imagination."

Trois études récentes (GILLET, 1986 ; GOBAT *et al.*, 1989 ; GALLANDAT *et al.*, 1995) fournissent quelques éléments de réponse à ces questions dans le cas de la végétation et des sols sur matériel allochtone dans le Jura. À la suite de ces travaux, trois phytocénoses nous servent à illustrer les relations spatiales et temporelles mutuelles entre le sol et la végétation. Les trois sites choisis se situent dans un contexte pédologique particulier qui, malgré son extension importante sur la chaîne jurassienne, n'a été que peu étudié. Il s'agit en effet de sols développés sur un matériel allochtone d'origine cristalline déposé sur la roche calcaire en place (POCHON, 1978 ; GAIFFE, 1987 ; JOUAFFRE, 1989 ; HAVLICEK & GOBAT, 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LOCALISATION DES PHYTOCÉNOSES ÉTUDIÉES

Les stations étudiées sont toutes situées dans le massif du Jura (FIG. 1).

La phytocénose I, illustrant des relations verticales liées à la stratification pédologique et biologique, est une hêtraie-chênaie de l'étage montagnard inférieur du plateau d'Ornans (Bois de Curon, Chassagne-Saint-Denis, Doubs, France, altitude 560 m).

La phytocénose II est un pâturage de l'étage subalpin de la Haute-Chaîne (Chasseron, Sainte-Croix, Vaud, Suisse, altitude 1 500 m), qui fournit un exemple de relations horizontales liées à la microtopographie.

La phytocénose III est un bois pâturé de l'étage montagnard moyen des Franches-Montagnes (Les Vacheries,

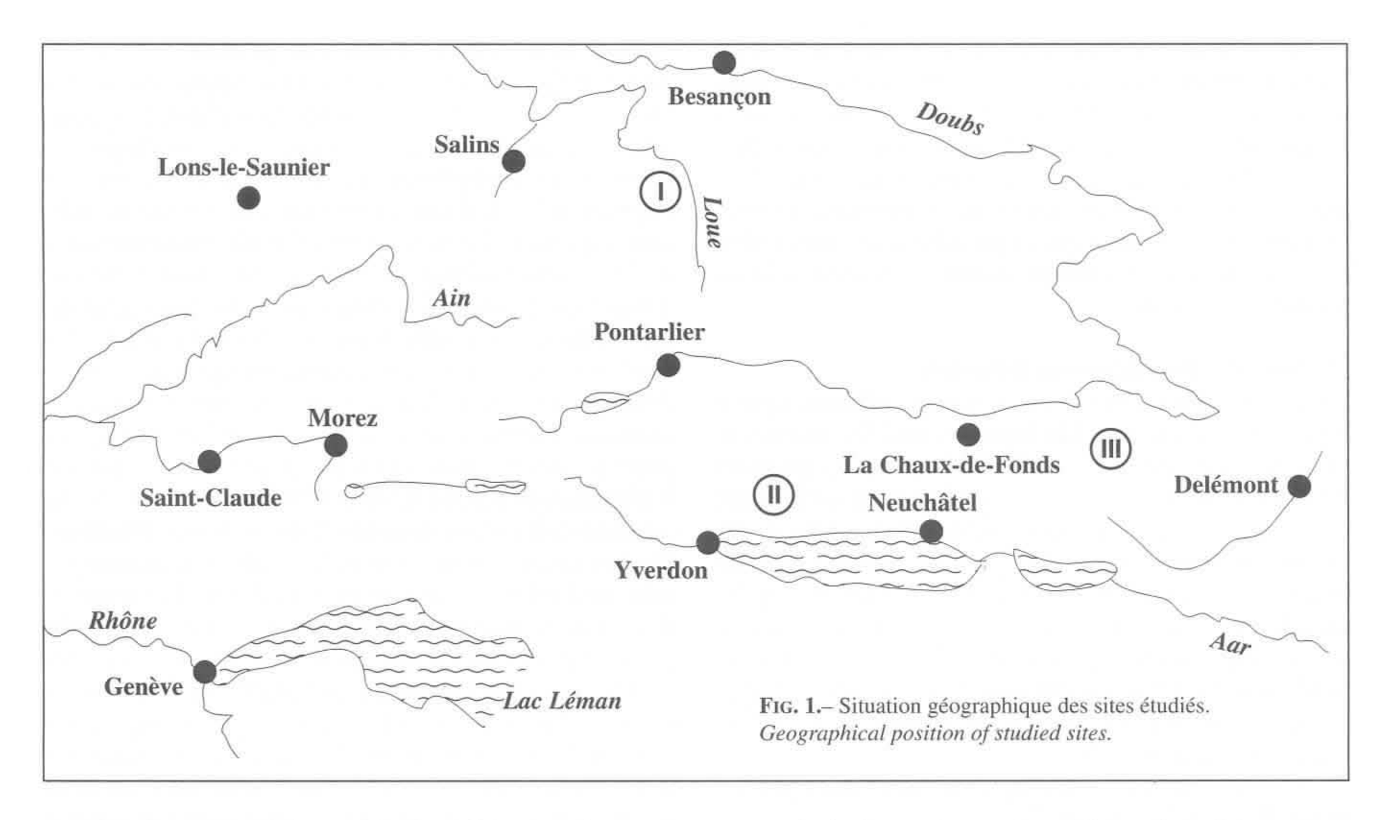


FIG. 1.– Situation géographique des sites étudiés.
Geographical position of studied sites.

Les Breuleux, Jura, Suisse, altitude 1'030 m), qui permet d'aborder le problème des relations horizontales d'origine biotique.

MÉTHODE DE DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION

La phytosociologie synusiale intégrée

L'étude de la végétation utilise les concepts et les méthodes de la phytosociologie synusiale intégrée (GILLET, 1986; GILLET *et al.*, 1991). Selon cette démarche, la phytocénose constitue le deuxième niveau d'organisation des communautés végétales, le premier niveau correspondant aux synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales dont l'arrangement régulier détermine la structure de la phytocénose. Les synusies végétales sont des communautés unistrates liées à des conditions abiotiques et biotiques uniformes, réunissant un ensemble d'organismes végétaux à une échelle spatio-temporelle précise. La phytocénose est décrite comme un système plus ou moins complexe de synusies liées spatialement (contacts, superpositions) et temporellement (relations dynamiques).

Utilisation des valeurs écologiques indicatrices

L'application des valeurs écologiques indicatrices de LANDOLT (1977) aux relevés synusiaux, et non à l'ensemble de la phytocénose, comme c'est habituellement le cas, permet de déduire plus précisément les conditions édaphiques locales (pH, richesse trophique, humidité, richesse en humus, texture et aération du sol) à partir de la composition floristique et des connaissances préalables sur les préférences écologiques des espèces. Bien qu'empirique, cette méthode indirecte présente l'avantage d'aborder le milieu par le biais de la végétation et d'approcher ainsi l'environnement tel qu'il est perçu par les plantes.

La distribution des valeurs écologiques indicatrices des différentes espèces d'un relevé peut être représentée à l'aide d'un histogramme, ces valeurs étant des indices semi-quantitatifs compris entre 1 à 5. Une moyenne pondérée de chaque valeur indicatrice peut être calculée pour chaque relevé synusial (GALLANDAT *et al.*, 1995). Des écogrammes permettent de représenter la variation des valeurs indicatrices moyennes des relevés selon deux axes écologiques.

Pour l'étude des variations verticales, on compare les distributions des valeurs indicatrices des synusies herbacées, arbustives et arborescentes. Pour celle des variations horizontales, seules les synusies herbacées sont prises en compte, le système racinaire d'un seul arbre pouvant explorer différents sols en mosaïque.

MÉTHODE DE DESCRIPTION DES SOLS

La phytosociologie synusiale intégrée se caractérise par une grande finesse de perception du milieu étudié. Pour la compréhension des relations entre les synusies et les sols, l'échantillonnage de ces derniers doit adopter la même finesse, ceci tant dans la perception horizontale que verticale. La variation de la couverture pédologique est souvent plus importante qu'on ne le suppose et il n'est pas rare de rencontrer des sols très différents à quelques décimètres de distance.

La méthode synusiale distingue les strates de la végétation essentiellement en fonction de la hauteur de l'appareil aérien. Il est néanmoins nécessaire de considérer la stratification de l'enracinement des végétaux, qui reflète plus ou moins la stratification aérienne. Les caractéristiques physico-chimiques des horizons pédologiques peuvent en effet varier de façon importante selon leur profondeur, surtout dans le contexte abordé ici (dépôts silicatés sur matériel calcaire).

Méthode de description sur le terrain

La description des sols sur le terrain s'effectue à partir de fosses pédologiques. Les horizons sont d'abord perçus en fonction de leur couleur. Celle-ci est un des premiers caractères physiques que l'on utilise pour déterminer l'homogénéité d'un horizon. Elle reflète souvent les conditions de pédogenèse. Par la suite, on note la texture et la structure des différents horizons. On détermine également la charge en éléments grossiers, les traces de l'activité biologique et la profondeur d'enracinement de la végétation. Le pH de chaque horizon est mesuré et la présence de carbonate de calcium est vérifiée au moyen de l'acide chlorhydrique 6N.

Les sols sont nommés d'après le Référentiel pédologique (BAIZE et GIRARD, 1995).

Analyses minéralogiques

Des échantillons de sol ont été prélevés en vue des analyses minéralogiques. Celles-ci permettent de détecter une éventuelle discontinuité entre la composition minéralogique du substrat rocheux en place et celle du sol. Les échantillons sont traités au Laboratoire de minéralogie, pétrographie et géochimie de l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel, selon les méthodes de KÜBLER (1987). Les minéraux majeurs des sols prélevés sont quantifiés au moyen des intensités des pics de diffraction des rayons X sur les poudres désorientées. Le dosage semi-quantitatif des éléments majeurs par étalons externes, qui tient compte des coefficients d'absorption massiques, a été adapté au diffractomètre SCINTAG™ XDS 2000. Une partie des minéraux ne peut être dosée; elle correspond essentiellement à des minéraux argileux pour lesquels il n'existe pas, à l'heure actuelle, de bon standard défini sur SCINTAG™.

RESULTATS

RELATIONS ENTRE LA STRATIFICATION DE LA VÉGÉTATION ET CELLE DU SOL : L'EXEMPLE DE LA PHYTOCÉNOSE I

Un exemple de ce type de relation a été observé par GILLET (1986, 1988) dans certaines phytocénoses forestières de hêtraies-chênaies des premiers plateaux du Jura français. Dans le Jura tabulaire, des formations superficielles quaternaires ("limons de plateau") d'origine controversée et de profondeur variable recouvrent la surface des bancs calcaires parsemés de dolines. L'analyse minéralogique du sol met en évidence une forte proportion de quartz et de phyllosilicates, ainsi que la présence de plagioclases. Ces derniers minéraux sont absents du substrat séquanien (JOUAFFRE, 1989). Ce fait, lié à une distribution granulométrique homogène dans tout le profil, indique une provenance allochtone du matériel natif du sol, même si son origine n'est pas clairement établie. La similitude des diagrammes minéralogiques du plateau d'Ornans avec ceux du plateau d'Ajoie (Jura) semblerait indiquer comme matériel originel le loess vosgien (GUÉLAT, comm. orale). Dans une phytocénose décrite sur le plateau de Montrond (Doubs, France, altitude 450 m), le caractère calcicole et neutrophile des synusies arbustives et arborescentes contraste avec le caractère acidocline — voire acidophile — de la synusie herbacée dominante et des synusies muscinales épigéiques. L'explication fournie par GILLET (1988) est que les racines des arbres et des arbustes calciphiles explorent les horizons profonds du sol au contact de la roche calcaire, alors que la plupart des éléments de la synusie herbacée sont enracinés exclusivement dans les limons superficiels. La présence dans cette même phytocénose de synusies muscinales épiphytiques à caractère calciphile à la base des troncs — avec parfois même *Ctenidium molluscum*, une mousse des rochers calcaires ombragés — semble confirmer que les arbres explorent des horizons pédologiques profonds riches en calcium, lequel doit se retrouver dans l'écorce. Ce contraste entre les caractères écologiques indicateurs des synusies peut être fréquemment observé dans les forêts des premiers plateaux du Doubs et suggère l'importance de la stratification racinaire en rapport avec les dépôts limoneux superficiels. Il convenait de confirmer ces hypothèses par une description plus précise du sol et de l'enracinement.

Une étude complémentaire nous a permis de décrire dans une station du plateau d'Ornans (phytocénose I) un sol relevant des BRUNISOLS OLIGOSATURÉS, issu de loess, sur une dalle de calcaire beige clair compact et micritique du Séquanien (FIG. 2). La double origine du sol, limons allochtones et calcaire, explique la stratification des caractères physico-chimiques. Les bryophytes épigées *(Polytrichum formosum, Atrichum undulatum, Calypogeia fissa)* et les plantes herbacées à enracinement peu profond *(Luzula pilosa, Carex umbrosa, Pteridium aquilinum, Lathyrus montanus)* explorent un sol limoneux, relativement acide (pH de 4,5 à 5,0) qui ne subit pas l'influence de la roche calcaire. Les arbres *(Quercus petraea, Fagus sylvatica, Sorbus aria, Acer opalus, A. campestre, Carpinus betulus, Prunus avium)* et les arbustes *(Lonicera xylosteum, Ligustrum vulgare, Rosa arvensis)* dont les racines atteignent la zone d'influence du calcaire jouissent d'un milieu riche en cations basiques. Celui-ci se limite à

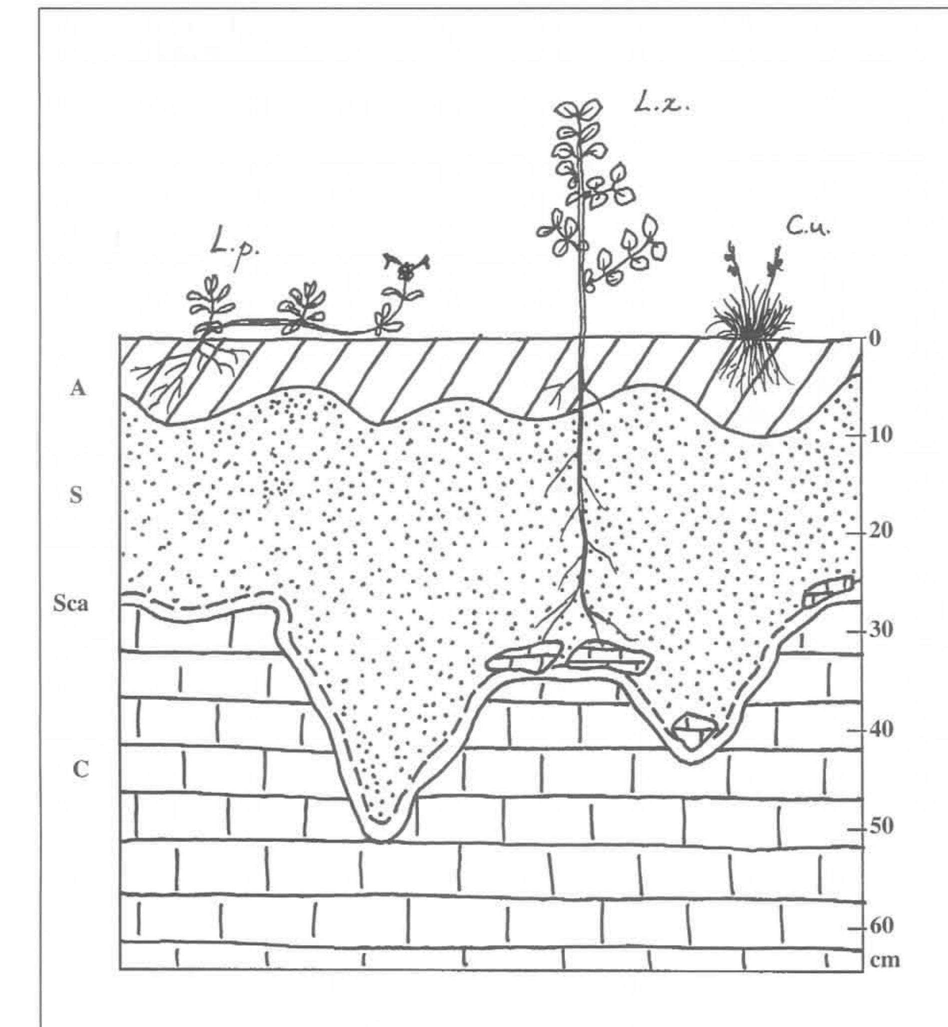


FIG. 2.– Relations verticales comparées entre les strates végétales et les couches pédologiques : phytocénose I, Bois de Curon (*L.p. : Lonicera periclymenum ; L.x. : Lonicera xylosteum ; C.u. : Carex umbrosa*).

Compared vertical relations between vegetal stratification and pedological horizons : phytocoenosis I, Bois de Curon (L.p. : Lonicera periclymenum *; L.x. :* Lonicera xylosteum *; C.u. :* Carex umbrosa*).*

A	microgrumeleux, limoneux brun foncé. pH = 4,5 ; HCl = 0
S	anguleux, limoneux, ocre jaune. pH = 5,0 ; HCl = 0
Sca	fondu, limono-argileux, gris ocre. pH = 7,0 ; HCl = 1
C	roche-mère compacte, Séquanien

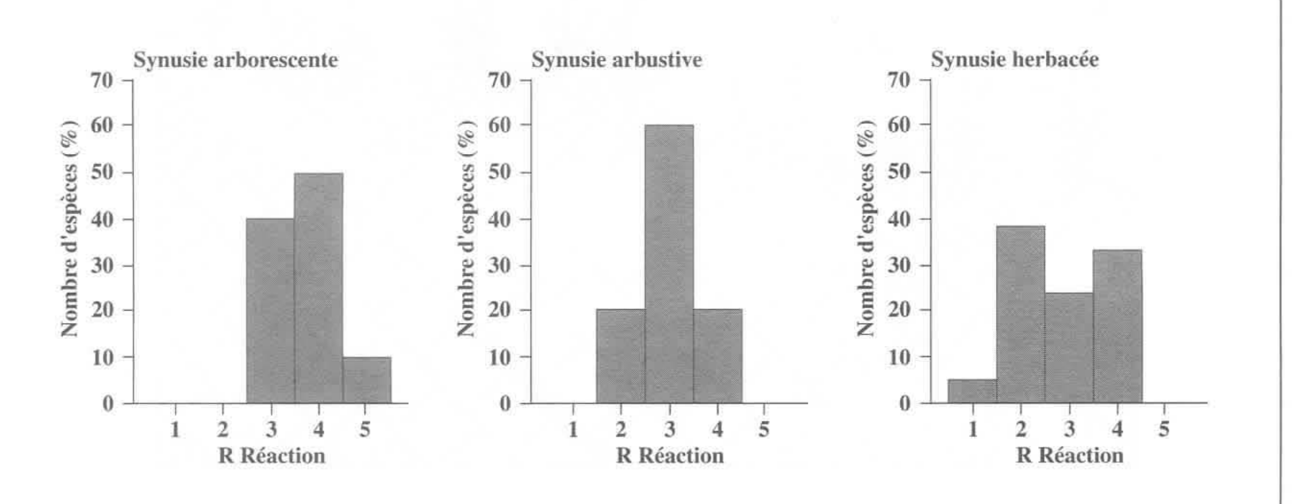


FIG. 3.– Distribution comparée de la valeur indicatrice de réaction R (LANDOLT, 1977) des synusies arborescente. arbustive et herbacée d'une hêtraie-chênaie montagnarde de plateau (phytocénose I, Bois de Curon).

Compared distribution of the indicator value of reaction R (LANDOLT, 1977) of the tree, shrub and herb synusiae in a moutainous plateau oak-beech-forest (phytocoenosis I, Bois de Curon).

un horizon très fin dans le cas présent, en raison de la nature compacte de la roche. Cette ségrégation écologique des strates se traduit nettement dans la distribution de la valeur indicatrice de réaction R (LANDOLT, 1977) des espèces dans les relevés des synusies arborescente, arbustive et herbacée de cette phytocénose (FIG. 3). Le mode de la distribution passe de 4 (milieu neutre riche en cations basiques) pour la synusie arborescente à 3 (milieu peu acide assez riche en cations basiques) pour la synusie arbustive, puis à 2 (milieu acide et pauvre en cations basiques échangeables) pour la synusie herbacée.

La stratification aérienne ne reflète cependant que globalement la stratification souterraine. Deux espèces arbustives, appartenant au même genre botanique, illustrent l'antagonisme des conditions trophiques d'un seul profil de sol (voir FIG. 2). *Lonicera periclymenum*, petit arbuste acidocline lianescent à enracinement superficiel, exprime les conditions écologiques d'oligotrophie qui règnent dans les trente premiers centimètres du sol. Cette espèce côtoie un autre chèvrefeuille, *Lonicera xylosteum*, qui exige quant à lui un sol riche en cations basiques; sa présence s'explique par un enracinement profond, jusqu'à 50 cm, à proximité immédiate de la source de calcium. Significativement, les individus juvéniles de *Lonicera periclymenum* sont très abondants dans la strate herbacée.

RELATIONS ENTRE LA MOSAIQUE DE LA VÉGÉTATION ET CELLE DE LA COUVERTURE PÉDOLOGIQUE

L'exemple de la phytocénose II : végétation et microtopographie

L'étude réalisée par DUCKERT (1987) et GOBAT *et al.* (1989) dans les pâturages subalpins du Chasseron met en évidence une mosaïque de deux groupements végétaux, dont l'un relève de l'alliance phytosociologique du *Nardion strictae* (*Campanulo-Nardetum chaerophylletosum*, pelouse maigre acidophile à *Nardus stricta, Potentilla aurea, Vaccinium myrtillus*) et l'autre du *Seslerion albicantis* (*Alchemillo-Seslerietum gentianetosum*, pelouse maigre calcicole à *Alchemilla conjuncta, Sesleria albicans, Sanguisorba minor*). La juxtaposition régulière de ces unités de végétation calciphile et acidophile, séparées par des zones de transition inférieures à deux mètres, peut être expliquée par la proximité de deux types de sols très différents.

L'alternance plus ou moins régulière d'affleurements de bancs calcaires et de minces couches plus marneuses, résistant différemment à l'érosion, a modelé un paysage formé de creux (cuvettes, rigoles) et de bosses. Un apport de limons allochtones post-würmiens et leur accumulation secondaire dans les creux a contribué à la formation de deux sols aux roches-mères différentes sur une distance de

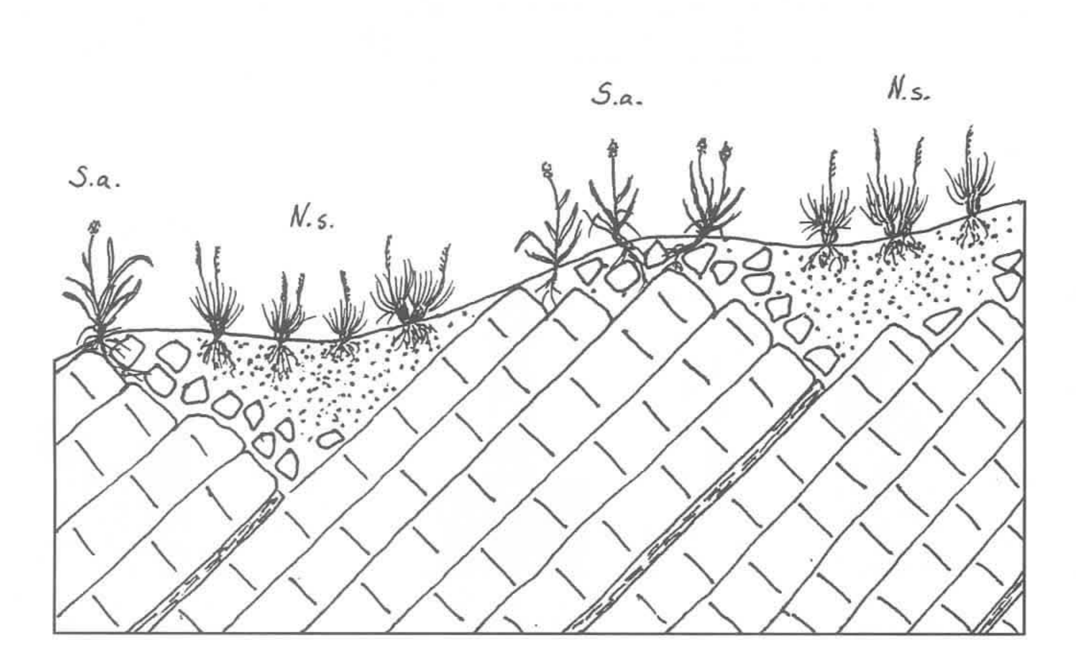


FIG. 4.– Relations horizontales spatiales entre les groupements végétaux et les types de sols : phytocénose II, Chasseron (*S.a. : Sesleria albicans ; N.s. : Nardus stricta*).
Spatial horizontal relations between vegetation and soil's mosaic : phytocoenosis II, Chasseron (S.a. : Sesleria albicans*; N.s. :* Nardus stricta*).*

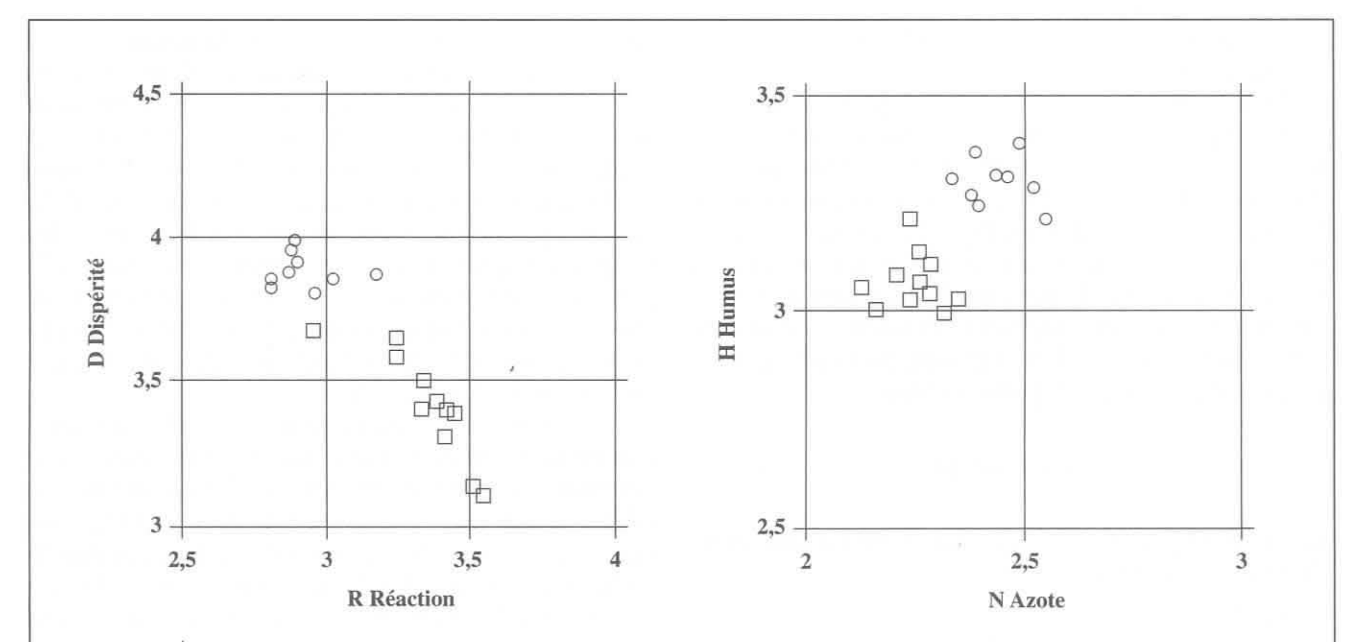


FIG. 5.– Écogramme des synusies herbacées d'une phytocénose de pâturage subalpin (phytocénose II, Chasseron). Valeurs écologiques indicatrices de réaction R, de dispersité D, d'azote N et d'humus H (LANDOLT, 1977) de 20 relevés appartenant à deux types de synusie en mosaïque (moyennes pondérées calculées à partir des relevés de DUCKERT, 1987) : pelouse maigre acidocline du *Nardion strictae* dans les creux, pelouse maigre calcicole du *Seslerion albicantis* sur les bosses.

Ecogrammme of the herbaceous synusiae in a subalpine pasture (phytocoenosis II, Chasseron). Ecological indicator values of reaction R, dispersion D, nutrient N and humus H (LANDOLT, 1977) for 20 relevés belonging to two types of synusiae in mosaic (weighted means calculated from the relevés of DUCKERT, 1987) : acidophilous oligotrophic lawn of the Nardion strictae *in the hollows, calcicolous oligotrophic lawn of the* Seslerion albicantis *on the hummocks.*

1 m. Sur les bosses, où le dépôt allochtone est extrêmement mince, la présence marquée du squelette calcaire oriente la pédogenèse dans une voie calcaire et donne naissance à des RENDISOLS. Les dépressions bénéficient quant à elles d'une accumulation de terre fine d'origine loessique, ce qui permet l'orientation de la pédogenèse dans une voie acide. Malgré la présence de roche calcaire en profondeur, on y observe des NEOLUVISOLS oligotrophes. Le *Seslerion* sur les RENDISOLS et le *Nardion* sur les NEOLUVISOLS correspondent donc bien à des conditions écologiques différentes, issues de deux roches-mères différentes (FIG. 4). Aucune relation temporelle ne peut être envisagée entre les groupements végétaux et entre les sols, malgré leur proximité.

Cette ségrégation édaphique horizontale est illustrée (FIG. 5) par la distribution des moyennes pondérées de quatre valeurs indicatrices des conditions édaphiques (LANDOLT, 1977) calculées à partir des relevés effectués par DUCKERT (1987) dans ces pâturages. La valeur de réaction R est plus élevée pour les relevés du *Seslerion* (pH plus élevé), tandis que la valeur de dispersité D, qui est liée à la texture, la structure, la porosité et l'aération du sol, est plus grande dans le cas du *Nardion* (texture plus fine). La valeur d'azote, indicatrice de la richesse trophique, est légèrement plus élevée pour le *Nardion*, ainsi que la valeur d'humus, révélatrice d'une plus grande richesse en matière organique et d'une minéralisation moins active.

L'exemple de la phytocénose III : végétation et relations biotiques

Les pâturages boisés de la région des Breuleux ont été recouverts par une importante couche de limons éoliens qui masquent la roche en place. Étudiés par GALLANDAT *et al.* (1995), les sols de ces pâturages boisés appartiennent principalement aux NEOLUVISOLS et aux BRUNISOLS OLIGOSATURÉS. Ils sont généralement profonds et acides. L'exemple de la phytocénose III montre que, malgré une certaine uniformité de la couverture pédologique, on y rencontre des groupements végétaux très diversifiés (FIG. 6).

Les valeurs indicatrices des relevés des synusies herbacées (FIG. 7) révèlent la variabilité des conditions édaphiques. Les facteurs déterminant la différenciation des synusies végétales sont ici essentiellement d'origine anthropique (fertilisation, pâture, coupes forestières) ou biotique (ombrage produit par les arbres, litière acidifiante). Un changement de ces conditions au cours du temps permet localement l'évolution d'un groupement végétal vers un autre et les relations temporelles sont donc envisageables dans ce système phytocénotique. Ainsi, la pelouse acidophile oligotrophe à *Nardus stricta* et *Carex pilulifera* peut

évoluer en un temps relativement bref vers un pré pâturé mésotrophe à *Agrostis capillaris* et *Carex sylvatica* sous l'effet de la fumure et du pacage. La synusie herbacée de sous-bois sciaphile et oligotrophe à *Galium rotundifolium* et *Oxalis acetosella* cède rapidement la place à une friche de coupe héliophile et eutrophe à *Rubus idaeus* et *Athyrium filix-femina* à la suite de l'abattage de l'épicéa sous lequel elle se trouvait. Le piétinement important dans les secteurs les plus ouverts, utilisés préférentiellement pour le passage du bétail, a pour effet d'augmenter les valeurs de dispersité et d'humidité du sol, qui se traduisent par l'apparition du pré piétiné à *Poa supina* et *Lolium perenne*.

DISCUSSION

RELATIONS ENTRE LES SYNUSIES ET LA COUVERTURE PÉDOLOGIQUE

Relations verticales

Les relations entre la végétation et le sol ne sont pas des processus linéaires. Dans un premier temps le substrat influence fortement la qualité de la végétation. L'apport allochtone joue le rôle de roche-mère, induisant ainsi des sols pauvres en cations basiques et une flore acidotolérante. La structuration biologique consécutive du sol se fait sous l'effet de la matière organique. En fonction de l'épaisseur du loess, une autre évolution apparaît lorsque la végétation a accès au matériau calcaire sous-jacent. La mise à disposition de cations basiques par le jeu des cycles biogéochimiques donne une nouvelle orientation à la pédogenèse et la végétation y intervient de manière forte, conditionnée par l'épaisseur des limons éoliens. Tant que ceux-ci l'isolent du substrat calcaire, elle reste inféodée aux conditions d'oligotrophie.

Le corollaire de ces affirmations est l'utilisation différenciée de l'espace racinaire par les trois strates de la végétation. La strate arborescente explore profondément le sol et ses radicelles se trouvent près de la source de calcium. La végétation herbacée se trouve confinée dans la partie supérieure du sol et les pH peuvent y être inférieurs de 2 ou 3 unités à ceux mesurés dans le bas du profil. Les racines des arbustes prospectent, quant à elles, une zone intermédiaire, dont les caractéristiques chimiques dépendent de l'antagonisme entre les mouvements descendants

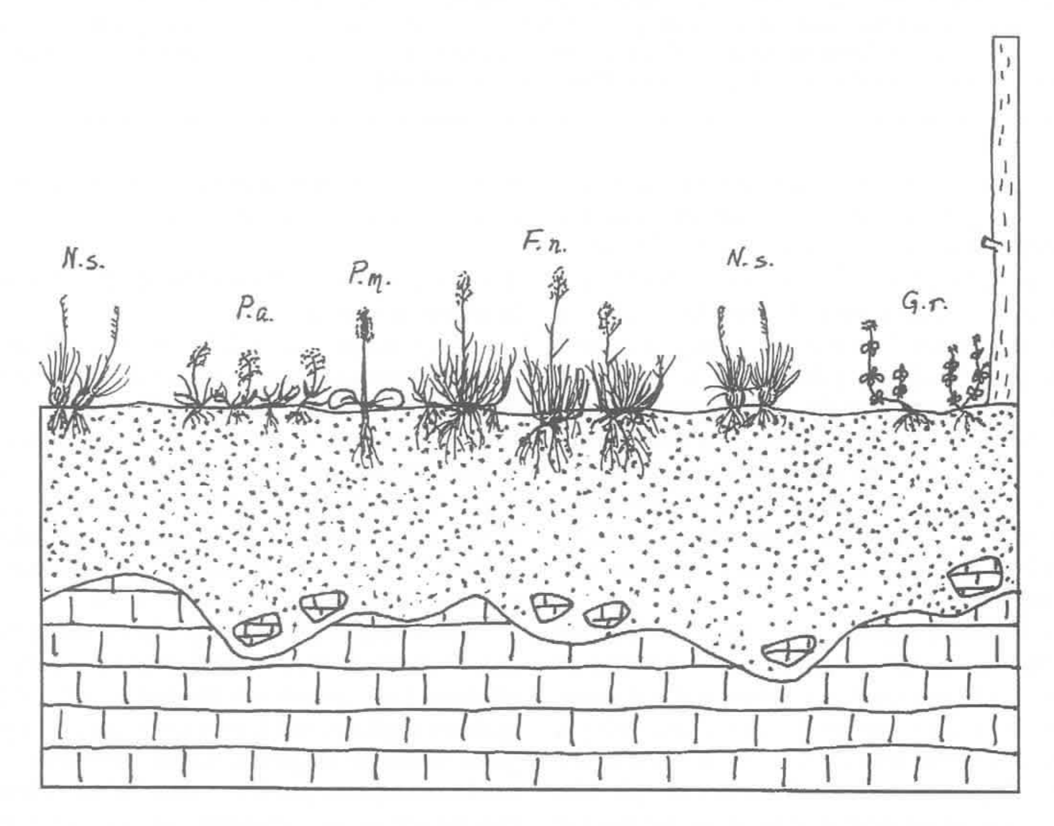


FIG. 6.– Relations horizontales temporelles entre groupements végétaux, sur un même type de sol : phytocénose III, Les Breuleux (*N.s.* : *Nardus stricta* ; *P.a.* : *Poa annua* ; *P.m.* : *Plantago major* ; *F.n.* : *Festuca nigrescens* ; *G.r.* : *Galium rotundifolium*).

Temporal horizontal relations vegetation communities, upon a homogenous thick loess deposit : phytocoenosis III, Les Breuleux (N.s. : Nardus stricta *; P.a. :* Poa annua *; P.m. :* Plantago major *; F.n. :* Festuca nigrescens *; G.r. :* Galium rotundifolium*).*

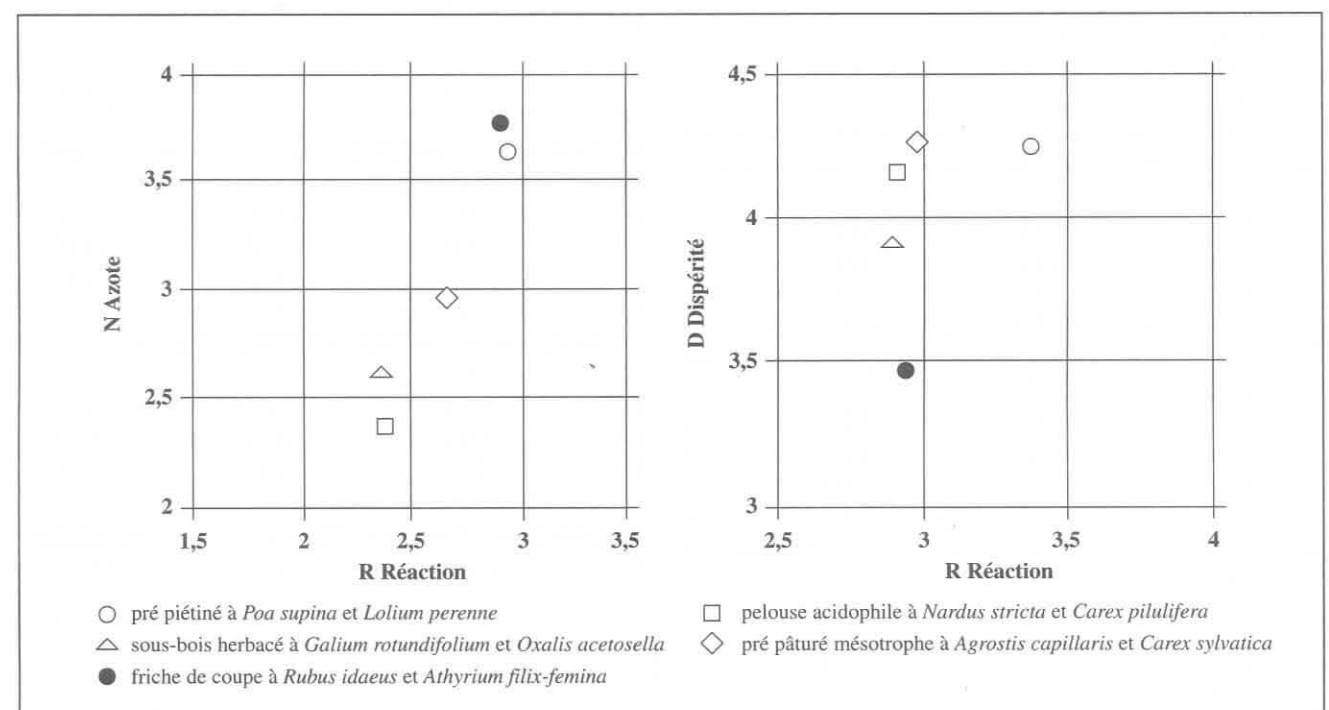


FIG. 7.– Écogramme des synusies herbacées d'un pâturage boisé montagnard (phytocénose III, Les Breuleux). Valeurs écologiques indicatrices de réaction R, d'azote N, d'humidité F et de dispersité D (LANDOLT, 1977) de 5 synusies herbacées en mosaïque (moyennes pondérées calculées à partir des relevés de GALLANDAT *et al.*, 1995) : pré piétiné eutrophe à *Poa supina* et *Lolium perenne*, pré pâturé mésotrophe à *Agrostis capillaris* et *Carex sylvatica*, pelouse acidophile à *Nardus stricta* et *Carex pilulifera*, sous-bois herbacé à *Galium rotundifolium* et *Oxalis acetosella*, friche de coupe à *Rubus idaeus* et *Athyrium filix-femina*.
Ecogrammme of the herbaceous synusiae in a moutainous wooded pasture (phytocoenosis III, Les Breuleux). Ecological indicator values of reaction R, nutrient N, humidity F and dispersion D (LANDOLT, 1977) for 5 herbaceous synusiae in mosaic (weighted means calculated from the relevés of GALLANDAT et al., 1995) : trodden eutrophic grazed meadow with Poa supina *and* Lolium perenne, *mesotrophic grazed meadow with* Agrostis capillaris *and* Carex sylvatica, *acidophilous oligotrophic lawn with* Nardus stricta *and* Carex pilulifera, *underwood lawn with* Galium rotundifolium *and* Oxalis acetosella, *clear-cut fallow with* Rubus idaeus *and* Athyrium filix-femina.

et les remontées biogéochimiques des éléments. Ces trois strates, spatialement superposées, vivent ainsi dans trois milieux pédologiques différents (FIG. 3).

L'explication de l'hétérogénéité de la végétation pressentie par GILLET (1988) pour le site du Curon est que les racines des arbres et des arbustes calciphiles explorent les horizons profonds du sol au contact de la roche calcaire, alors que la plupart des éléments de la synusie herbacée sont enracinés exclusivement dans les horizons superficiels, dont l'origine et les caractéristiques ne sont pas discutées dans ce travail. Cette hypothèse a été pleinement vérifiée par les nouvelles observations présentées ci-dessus (§ 3), qui se révèlent également valables pour comprendre les mélanges d'espèces relevés par GAIFFE & SCHMITT (1980) dans les forêts de l'étage montagnard du Jura. Ces auteurs, constatant la fréquence d'espèces acidophiles *(Vaccinium myrtillus, Pirola secunda, Polytrichum formosum)* dans des forêts de type "hêtraie à dentaire mésotrophe", suggèrent aussi un rôle de la stratification racinaire. Le sol, neutre mais très humifère, relève d'un ORGANOSOL CALCIQUE leptique (sol humo-calcique) et GAIFFE & SCHMITT considèrent que les espèces acidophiles sont liées à la litière épaisse et enracinées superficiellement.

Relations horizontales

Les deux exemples analysés montrent que dans le premier cas (phytocénose II) la mosaïque des synusies est directement conditionnée par la microtopographie et l'alternance spatiale de deux sols très différents ; l'évolution concomitante de la végétation et des sols suit dans ce système deux voies parallèles dont les connexions ne concernent que les zones de transition spatiales (écoclines). Dans le deuxième cas (phytocénose III), lorsqu'un dépôt épais et étendu de loess masque les irrégularités de la roche sous-jacente, au contraire, les subtiles différences (traces d'hydromorphie, pH en surface, humus) entre les sols supportant des synusies herbacées fort différentes ne sont que l'effet secondaire des facteurs biotiques : c'est la dynamique de la végétation provoquée par l'action de l'homme (gestion forestière des bosquets et des clairières, fertilisation) et du bétail (piétinement, broutage, restitutions) qui détermine secondairement la

différenciation des propriétés édaphiques à partir d'un sol originellement uniforme.

Les deux types de relations, spatiale et temporelle, ont été observés par HALLER-ROHNER (1990) dans les pâturages du Creux-du-Van (Jura neuchâtelois). Cet auteur met en évidence une bonne correspondance entre les sols à ambiance calcaire et une végétation de pelouse calcicole. En revanche, les sols issus de limons éoliens (BRUNISOL OLIGOSATURÉ et NÉOLUVISOL) supportent soit des pelouses maigres oligotrophes (*Nardion*) soit des prés pâturés eutrophes (*Cynosurion*). L'analyse des sols démontre que le facteur déterminant le type de végétation est d'origine anthropique, lié à la fertilisation : contrairement aux sols calcaires relativement stables, les sols limoneux acides sont sensibles à l'apport d'engrais qui provoque l'élévation du pH et de la richesse trophique des horizons superficiels, ce qui détermine la régression des espèces nitrofuges et acidophiles au profit des espèces nitrophiles et neutrophiles des prés pâturés.

INERTIES COMPARÉES DU SOL ET DE LA VÉGÉTATION

Les inerties différentes des strates végétales ou des durées d'évolution de stades successifs rendent délicate la détermination du bon pas de temps Δt à choisir pour mettre en évidence les changements au sein de l'ensemble de la phytocénose, comme le mentionnent LEPART et ESCARRE (1983) : "Ces contraintes sur Δt rendent difficile l'analyse de successions allant des stades pionniers [ou, ici, les strates herbacées en forêt], dont l'espérance de vie est de l'ordre de l'année, aux stades forestiers [ou, ici, les strates arborescentes en forêt] dont l'espérance de vie est de l'ordre du siècle." Cette difficulté ne fait que croître dans le cas d'une comparaison avec le pas de temps nécessaire à l'évolution de chaque horizon du sol (GOBAT *et al.*, 1998).

Il est pourtant remarquable de constater que cette dynamique conjointe peut aussi être mise en évidence spatialement, verticalement, à l'échelle de la strate végétale et de

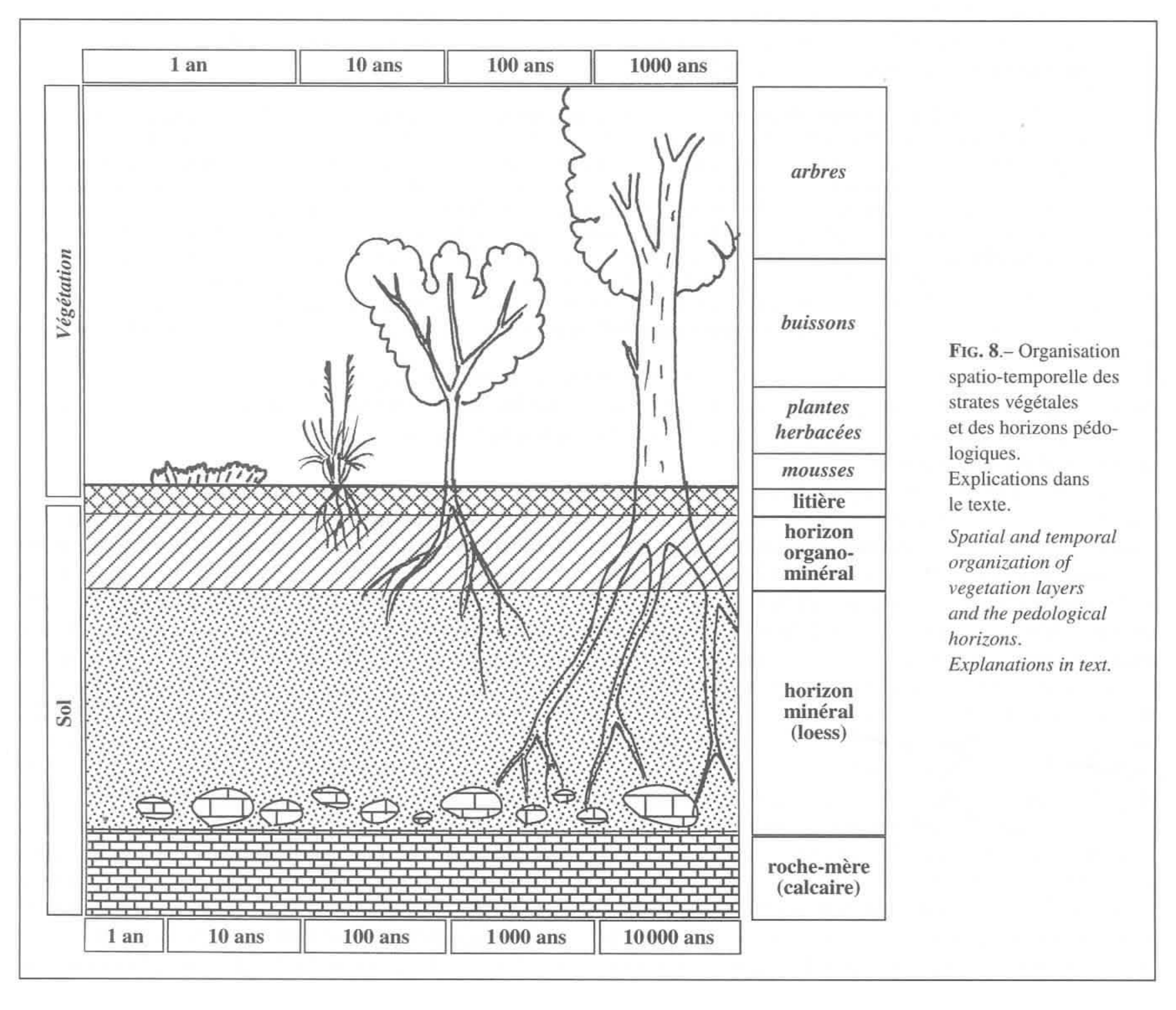


FIG. 8.– Organisation spatio-temporelle des strates végétales et des horizons pédologiques. Explications dans le texte.

Spatial and temporal organization of vegetation layers and the pedological horizons. Explanations in text.

l'horizon pédologique. En quelque sorte, l'organisation végétale est un miroir de l'organisation du sol de part et d'autre du niveau zéro, la litière, qui est à la fois sol et végétation (FIG. 8). Les pas de temps respectifs ("l'espérance de vie" dans la citation de LEPART & ESCARRE, 1983) sont eux aussi concordants, mais plus petits d'un facteur qui, par hypothèse, est estimé à 10 en faveur de la végétation.

Si la durée moyenne de changement dans la litière est de l'ordre de l'année, elle est de celui de la décennie dans la strate herbacée et dans l'horizon A^2. La strate arborescente se renouvelle après un ou quelques siècles, ce qui est aussi le temps moyen nécessaire à la formation des horizons minéraux sous-jacents, de type S ou B (DUCHAUFOUR, 1983). Enfin, les millénaires représentent une durée minimale pour une altération conséquente des roches. C'est à cette dernière échelle temporelle que l'on peut situer les successions primaires de phytocénoses à partir de substrats rocheux dépourvus de végétation.

CONCLUSION

Appréhender les aspects temporels et (ou) spatiaux dans l'organisation d'une communauté vivante, animale ou végétale, est une démarche primordiale dans l'étude d'un écosystème. L'observation conjointe des sols et des communautés végétales permet une approche fructueuse dans ce domaine. Ainsi, dans l'exemple de la phytocénose II, une étude minéralogique des sols démontre la dualité de leur origine (loess et calcaire) et leur répartition en une mosaïque de deux unités sans lien évolutif entre elles. Les groupements végétaux que supportent ces sols forment donc également une mosaïque dont les relations ne peuvent être que spatiales.

A l'inverse, la phytocénose III repose sur un substrat pédologique homogène et la mosaïque végétale tire son origine d'un jeu complexe de facteurs biotiques et anthropiques. Un changement des conditions écologiques dans le temps est envisageable et l'évolution d'un groupement végétal vers un autre est prévisible. On se trouve en présence d'un système où prennent place de réelles successions temporelles.

Une approche fine des relations verticales qui se déroulent dans un système permet d'objectiver la perception des niveaux d'organisation de la végétation et du sol. L'exemple de la phytocénose I est révélateur à ce sujet. Une vision dynamique des flux de calcium dans l'écosystème et des niveaux d'enracinement amène à la compréhension de la répartition verticale et horizontale des végétaux. Ceci justifie l'approche synusiale intégrée (GILLET *et al.*, 1991) qui considère chaque strate végétale (muscinale, herbacée, arbustive et arborescente) comme un assemblage de communautés élémentaires (synusies), qui partagent un même milieu écologique (espace vital, périodicité...). La description de la structure phytocénotique est établie par intégration à partir du niveau de base qu'est la synusie. Cette démarche intégrative, appuyée sur l'étude des facteurs écologiques, a pour but d'expliquer l'organisation et le fonctionnement d'une phytocénose.

La réflexion sur l'organisation spatiale verticale des groupements végétaux et des horizons pédologiques débouche tout naturellement sur la question de la durée d'évolution. On constate l'effet de miroir entre les durées d'évolution respectives du sol et de la végétation. Néanmoins, si la vitesse d'évolution apparaît comme symétrique, elle semble accélérée d'un facteur d'environ 10 en faveur de la végétation. Lorsque l'on cherche à décrire l'état d'une phytocénose, particulièrement à la suite d'un changement du milieu, il est indispensable de tenir compte de ce décalage temporel. Ceci a été démontré par GALLANDAT *et al.* (1993) dans les zones alluviales suisses, à la suite d'une correction du régime hydrique. Si la strate arborescente présente encore dans sa composition des caractères d'alluvialité, la strate herbacée et les horizons superficiels du sol révèlent un milieu beaucoup plus stable, où les variations du niveau de la nappe n'interviennent plus.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient très sincèrement le Dr Th. ADATTE, maître-assistant à l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel, pour la mise à disposition du laboratoire d'analyses minéralogiques et pour les nombreuses et pertinentes remarques concernant l'interprétation des données géologiques. Ils remercient également le Dr C. GUENAT pour une relecture critique et constructive de cet article. Leur gratitude va aussi à M[me] E. Boss, pour la relecture de la version abrégée anglaise.

BIBLIOGRAPHIE

ALLIER, C. & LACOSTE, A., 1981.– Processus dynamiques de reconstitution dans la série du *Quercus ilex* en Corse. *Vegetatio*, 46 : 83-91.

BAIZE, D. & GIRARD, M.-C., 1995.– *Référentiel pédologique.* INRA Éditions, Paris. 332 p.

BARTOLI, F. & BURTIN, G., 1979.– Etude de quatre séquences sol-végétation à l'étage alpin. *Doc. Cartogr. Ecol. Grenoble*, XXI : 79-93.

BECKER, M., 1971.– *Etude des relations sol-végétation, en conditions d'hydromorphie, dans une forêt de la plaine lorraine.* Thèse Univ. Nancy I. 225 p.

BÉGUIN, C., 1972.– Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse*, 54. 190 p.

BOURNERIAS, M., 1959.– Le peuplement végétal des espaces nus. *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr.* 300 p.

BRAUN-BLANQUET, J. & JENNY, H., 1926.– Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpiner Stufe der Zentralalpen (Klimax-gebiet des Caricion curvulae). *Schweiz. Naturforsch. Gesell.* LXIII (2) : 198-349.

BRUCKERT, S. & GAIFFE, M., 1980.– Pédogenèse en pays calcaire glaciaire ou karstique. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 4e série, Biol. vég. : 19-68.

CROCKER, R.L. & DICKSON, B.A., 1957.– Soil development of the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall glaciers, southeastern Alaska. *J. Ecol.*, 45 : 169-185.

CROCKER, R.L. & MAJOR, J., 1955.– Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *J. Ecol.*, 43 : 427-448.
DUCHAUFOUR, P., 1983.– *Pédologie. 1. Pédogenèse et classification*. Paris, Masson. 2e éd. 510 p.
DUCKERT, O., 1987.– *Etude phytosociologique et écologique des pelouses pseudo-alpines du Chasseron*. Trav. licence Université de Neuchâtel. 41p.
GAIFFE, M., 1987.– *Processus pédogénétiques dans le karst jurassien. Analyse de la complexation organo-minérale en ambiance calcique*. Thèse doct. Etat Univ. Fr. Comté, Besançon. 160p.
GAIFFE, M. & SCHMITT, A., 1980.– Sols et végétation à l'étage montagnard dans les forêts du Jura central (Haute vallée du Doubs, de Mouthe à Pontarlier). *Science du Sol*, 4 : 265-297.
GALLAND, P., 1982.– *Étude de la végétation des pelouses alpines du Parc National Suisse*. Thèse sciences Univ. Neuchâtel. 177 p.
GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. & ROULIER, C. 1993, - Cartographie des zones alluviales d'importance natinale. *Cahier de l'environnement, Nature et paysage*. 199 : 1-112.
GALLANDAT, J.-D., GILLET, F., HAVLICEK, E. & PERRENOUD, A., 1995.– *Typologie et systémique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse*. Rapport final de mandat. Univ. Neuchâtel.
GILLET, F., 1986.– *Les phytocœnoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse sciences Univ. Besançon. 604 p.
GILLET, F., 1988.– L'approche synusiale intégrée des phytocœnoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985. Coll. phytosociol.* 14 : 81-92.
GILLET, F., DE FOUCAULT, B. & JULVE, P., 1991.– La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46 : 315-340.
GOBAT, J.-M., 1984.– *Ecologie des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura suisse*. Thèse Université de Neuchâtel. 255p.
GOBAT, J.-M., ARAGNO, M. & MATTHEY, W. - 1998. *Le Sol vivant. Bases de pédologie ; biologie des sols*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne. 521 pp.
GOBAT, J.-M., DUCKERT, O. & GALLANDAT, J.-D., 1989.– Relations entre microtopographie, sol et végétation dans les pelouses pseudoalpines du Jura. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 112 : 5-17.
GOBAT J.-M., GALLANDAT J.-D. & RICHARD J.-L., 1990.– Les relations sol - végétation dans la région du Touno (Val d'Anniviers) : Note préliminaire. *Bull. Murithienne*, 107 : 139-144.
GUENAT, C., 1987.– *Les sols forestiers non hydromorphes sur moraines du Jura vaudois. Pédogenèse et relations sol - végétation*. Thèse E.P.F.L. N° 693, Lausanne. 142 p. + annexes.
HALLER-ROHNER, K., 1990.– *Bilan phyto-écologique des pâturages et prairies de la région du Creux-du-Van*. Trav. licence Université de Neuchâtel. 81p.
HAVLICEK, E. & GOBAT, J.-M., 1996.– Les apports éoliens dans les sols du Jura. Etat des connaissances et nouvelles données en pâturages boisés. *Etude et Gestion des Sols*, 3 : 167-178.
JOUAFFRE, D., 1989.– Pédogenèse et rubéfaction post-würmienne en climat montagnard humide (Jura). Thèse doct. Univ. Franche-Comté, Besançon. 277p.
KUEBLER, B., 1987 - Cristallinité de l'illite, méthodes normalisées de préparations, méthodes normalisées de mesures. *Cahiers de l'Institut, Neuchâtel, Suisse. Série ADX.*
LANDOLT, E., 1977.– Ökologische Zeigerwete zur Schweizer Flora. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 64 : 1-208.
LEPART, J. & ESCARRE, J., 1983.– La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14 (3) : 133-178.
MARGALEFF, R., 1968.– *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago Press. 111 p.
MICHALET, R., 1980.– *Etude de la végétation et des sols de la région de Mouthe aux étages montagnards moyen et supérieur dans le Jura central*. Mém. DEA, Univ. Nancy I. 44 p.
POCHON, M., 1978.– Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. Phénomènes d'altération des roches calcaires sous climat tempéré humide. *Mém. Soc. Helv. Sci. Nat.* 190 p.
RICHARD, J.-L., 1961.– Les forêts acidophiles du Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse*, Fasc. 38. 164 p.
ROBERTSON, G.P. & VITOUSEK, P.M., 1981.– Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology*, 62 : 376-386.
STREHLER, C., 1997 - *Création et évolution de sols artificiels à base de calcaires et de composts de déchets urbains*. Thèse Univ. Neuchâtel, Suisse. 135 p. + annexes. s
THÉVOZ, C., 1989.– *Dynamique du système sol-végétation du fond du Val Maggia (TI)*. Trav. dipl. 3e cycle, EPFL - Pédologie, Lausanne.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The relations between plants and soils are one of the major and oldest question which has been addressed in ecology. But the relevance of relations between vegetation and soil organisation level is seldom considered. However, the roots of the plants composing each layer of the vegetation (bryophytic, herbaceous, shrubby and arborescent) explore various pedological horizons with different properties, which stresses the need of an adapted approach. If the vegetation organization levels are not specifically identified, it can lead to some confusion between spatial and temporal aspects of the system. The classical concept of convergent evolution of the vegetation (climax) and the soil (pedoclimax) in a given climatical context (Braun-Blanquet & Jenny, 1926) was invalidated by numerous more recent studies. Galland (1982) shows that the alpine lawn *Caricetum firmae*, considered as a pioneer vegetation, is in reality remarkably stable and in equilibrium with the soil.

Three recent studies have provided new clues to the previous questions. All three described phytocoenosis in the Jura mountain (Fig. 1) where soils have developed on loess deposit covering limestone bedrock. The relations between soil and vegetation are considered in the view of these particular conditions.

Phytocoenosis I. The tree and shrub synusiae in the oak-beech-forest reveal calciphilous conditions whereas the herb synusiae show an acidophilous environment. The soil exploration by the roots at different depths explains this apparent paradox. Roots of herbaceous species explore the surface horizons, formed by the loess deposit from crystalline origin. On the contrary, roots of the arborescent and shrubby species can reach the source of calcium in the depth (Fig. 2, 3). The above ground stratification of the vegetation can be explained by the inverse stratification of the roots in the soil.

Phytocoenosis II. The second example illustrates a mosaic of calciphilous and acidophilous pastures. Soil studies likewise show a mosaic of two different soil types in a system of small hollows and hummocks (Fig. 4, 5). The hummocks consist of superficial calcareous soil whereas the leached brown soils are located in the hollows and have developed on colluvial loess. No dynamic relation can be expected between these two soil types, and consequently between the two plant communities.

Phytocoenosis III. In the third example (Fig. 6, 7), the soil is formed by a homogenous thick loess deposit and a mosaic of numerous plant communities has developed, according to biotic factors (grazing, fertilization, tree shade…). If biotic conditions change, the plant communities may envolve into other communities. Dynamic processes become possible and temporal relations between plant communities can be expected.

Finally, the problem of the choice of an adequate temporal scale for the perception of vegetation and soil dynamics is assessed. Their joint evolution can be identified at the scale of the vegetation stratification and the pedological horizons. We can postulate that vegetation organization is the mirror of the soil organization, on either side of the level zero, represented by the litter, at the interface between soil and vegetation (Fig. 8). Thus a symetrical process can be recognized but with a time scale with an order of magnitude 10 for the vegetation evolution.